

## A PROPOS DE L'« INTRODUCTION RAISONNÉE A LA BIOGÉOGRAPHIE DE L'AFRIQUE » DE LÉON CROIZAT

par A. AUBREVILLE

Léon CROIZAT vient sous ce titre de publier un gros livre de 450 pages, écrit en français et édité au Portugal dans les « *Memorias de Sociada do Broteriana* »<sup>1</sup>. L'œuvre écrite de CROIZAT sur la biogéographie et la philosophie de la botanique est considérable, puisqu'elle compte de 9 000 à 10 000 pages, la plupart en langue anglaise. Elles étaient d'une lecture difficile pour un botaniste français n'ayant que des connaissances médiocres en anglais, ce qui était mon cas. Je souhaitais donc que CROIZAT put faire connaître ses conceptions de biogéographie et les condenser dans un ouvrage de langue française. C'est fait aujourd'hui grâce au P<sup>r</sup> A. FERNANDES qui a accepté de se charger de l'édition.

En dépit de son œuvre impressionnante, Léon CROIZAT est peu connu. La plupart des biogéographes semblent l'ignorer — y compris les biogéographes américains et anglais pour lesquels ne se présente en l'occurrence aucune difficulté de lecture — ; ils ne citent généralement pas ses ouvrages dans leur bibliographie. On croirait qu'une consigne de silence empêche la diffusion de ces œuvres, et que la méconnaissance de l'auteur soit voulue. CROIZAT en a ressenti une grande amertume, qui s'exprime souvent dans ses écrits et qui explique sans doute aussi en revanche le ton quelquefois acerbe avec lequel il juge les biogéographes dits « orthodoxes ».

CROIZAT est un biogéographe complet, un pan-biogéographe comme il le dit quelquefois, c'est-à-dire qu'il traite parallèlement et à l'échelle mondiale, de phytobiogéographie et de zoobiogéographie. Cela est logique puisque l'histoire de la répartition des animaux a un rapport certain avec celle des plantes. Mais tout le monde n'a pas cette compétence à la fois dans les domaines botaniques et zoologiques. Pour ma part je dois me contenter d'essayer d'assimiler la phytobiogéographie de CROIZAT.

Le récent ouvrage, écrit à l'intention des lecteurs de langue française, est essentiellement une application à l'Afrique de ses méthodes et de ses hypothèses pour expliquer la répartition des plantes. C'est aussi un condensé de ses idées de biogéographe, mises au point après de longues et pénétrantes recherches. L'idée directrice est que la répartition des espèces

1. Coimbra, Décembre 1968.



LÉON CROIZAT dans son jardin expérimental personnel.  
Caracas, mai 1964. (Photo AUBREVILLE).

végétales ne s'est pas faite au hasard. Quel est le fil directeur qui permet d'en donner, dans chaque cas, une explication raisonnée ?

Les conceptions de CROIZAT sont directement opposées à celle de la biogéographie qu'il qualifie d'« orthodoxe » ou encore de « convention », qui est celle de la plupart des auteurs modernes, lesquels ont adopté les idées de DARWIN dans son « Origine de l'espèce ». CROIZAT voit rouge lorsqu'il cite la « Geographic Distribution » de DARWIN et de ses épigones.

Presque à chaque page il couvre de ses sarcasmes les tenants de la méthode darwinienne qui cherchent des explications de la répartition des espèces dans des concepts de centres d'origines, de migrations et de moyens de transport. Il rappelle les observations du « fatal anglais » au sujet des graines gardées intactes dans le gésier d'un ramier lequel, une fois fatigué, fait le repas d'un faucon. Ce genre d'explication paraît puéril quand on a conscience de l'immensité et des innombrables problèmes de répartition du monde végétal. CROIZAT cependant reconnaît d'autre part les grands services que DARWIN a rendu à la biologie en vulgarisant l'idée d'évolution dans le temps et l'espace ; il distingue le bon observateur du « Voyage de la Beagle » du théoricien de l'« Origine de l'espèce ».

Après ces flèches empoisonnées décochées à la biogéographie « de convention », CROIZAT donne des exemples d'application de ses méthodes à la compréhension de la répartition des espèces en Afrique. Leur principe est foncièrement différent. Si j'ai bien compris, pour lui les aires actuelles de répartition des espèces d'Angiospermes dépendent essentiellement de la localisation de leurs ancêtres au Jurassique, modifiée éventuellement ensuite in situ par la formation de vicariantes, et aussi par des migrations possibles au Crétacé et au Tertiaire qui ont déplacé les limites des aires, conséquence de l'adaptation des plantes aux nécessités dues aux climats, aux orographies, aux géographies, changeant dans le temps et l'espace. C'est-à-dire que des aires aujourd'hui disjointes, même séparées par de longues distances, appartenant à une espèce ou à des groupes d'espèces vicariantes, peuvent être les restes d'aires ancestrales jurassiques continues altérées au cours de l'histoire géologique et par des perturbations climatiques crétacées ou tertiaires. Il n'y a pas lieu de faire intervenir des migrations dues au hasard ou aux caprices de moyens de transport. Les espèces ont disparu ou évolué sur place. La biogéographie s'identifie donc avec l'évolutionisme ; la « terre et la vie » évoluent de pair suivant la formule de CROIZAT.

A part son dogmatisme absolu j'ai personnellement été sensible au concept de CROIZAT, c'est-à-dire avec cette correction que des migrations par transports actifs, par courants marins ou aériens, ont pu se produire dans des cas particuliers, comme il s'en produit encore de nos jours résultant des activités humaines.

CROIZAT a résumé aussi ses hypothèses de travail qu'il me paraît intéressant de rappeler ainsi. Les ancêtres de nos flores modernes étaient en place à la fin du Jurassique. La diffusion, la « radiation » selon l'expression de CROIZAT des préangiospermes et protoangiospermes se fit dans le monde entier depuis le permo-carbonifère et les grands centres d'évolution se précisaient dès le Jurassique. La radiation et l'évolution en ampleur et profondeur continuèrent au Crétacé et au Tertiaire, tandis que pouvaient se produire aussi, comme CROIZAT le reconnaît, des migrations dues à l'orogénèse, et aux changements de la face et des climats de la Terre.

Le processus normal de l'évolution fut la vicariance au sein des aires plus anciennes.

CROIZAT a la conviction que les groupes principaux des Angiospermes

(ordres, familles, sous-familles) sont issus de régions diverses mais toutes de l'hémisphère sud. Cette origine australe serait en rapport avec les glaciations permo-carbonifères qui affectèrent l'hémisphère sud, il y a 250 millions d'années, lesquelles coïncident aussi avec l'élimination de la plupart des vieilles flores cambriennes et simultanément avec la naissance de l'angiospermie primitive. Cela a conduit CROIZAT à la conception de « portes d'angiospermie » (Gates) dans l'hémisphère sud, ou aujourd'hui, à une représentation similaire schématique de « lignes de base », par où s'échappèrent et se diffusèrent vers le nord, les groupes ancestraux des Angiospermes.

CROIZAT est arrivé à cette conviction par l'étude de la répartition de nombreuses familles dont les artères de distribution lui ont apparu diverger à partir de bases situées dans l'hémisphère sud. C'est évidemment une conception originale croiztienne que tout le monde ne partagera pas toujours. Il reproduit en particulier une figure montrant la répartition actuelle complémentaire de deux genres *Podocarpus* et *Abies*, dont les aires s'opposent, l'une nettement australe, l'autre boréale, sauf quelques secteurs communs sur les limites nord du premier et sud du second. Il est d'après cela difficile d'attribuer au considérable genre *Abies* une origine australe. D'une façon générale — nous l'avons déjà écrit — il y a un groupe de familles typiquement boréales, d'autres nombreuses nettement tropicales, et un groupe austral, groupes statistiques aux limites évidemment grossières, comportant d'inévitables chevauchements. Des voies de pénétration exclusivement australes, ne paraissent guère compatibles avec la répartition actuelle. Mais CROIZAT n'est probablement pas sans ressources pour trouver des solutions à ce problème.

Quoi qu'il en soit, il est incontestable que CROIZAT a apporté une contribution remarquable par ses méthodes aux questions de répartition, qui laissent loin en cette matière la biogéographie darwinienne. Sa thèse de l'origine polytopique des grands groupes de nos flores modernes est une acquisition originale qui doit être inscrite à son actif scientifique.

Ce qui gêne toujours dans ces reconstitutions des voies de l'expansion des groupes végétaux, ce sont les distances énormes quelquefois qui séparent les stations actuelles, c'est-à-dire leurs disjonctions fréquentes. Il est facile de réunir sur les cartes ces stations jalons par des traits, de tracer des flèches qui indiquent des directions de diffusion, au travers des continents et des océans. La connaissance des faits de répartition et un peu d'imagination y suffisent. Mais quand les supports matériels n'existent pas, qui autoriseraient plus facilement ces liaisons, la raison peut hésiter à s'engager. En ce qui concerne la « radiation » jurassique ou triassique, comme il paraît évident que la face de la Terre était complètement différente de ce qu'elle nous montre aujourd'hui, tout peut être conçu et proposé. Mais quand on aborde le crétacé et surtout le tertiaire où la configuration des continents est mieux connue et où continents et océans actuels se dessinent, l'esprit ne manque pas de rechercher l'accord indispensable entre ce que nous apprend l'histoire géologique de la Terre et les possibilités de radiation-migration offertes aux plantes, sans oublier

la considération des climats changeants qui leur furent favorables ou non. Nous avons l'habitude de penser qu'autrefois comme aujourd'hui les plantes sont sensibles aux conditions du milieu. Le raisonnement écologique nous est familier. J'avais gardé l'impression déjà ancienne que CROIZAT ne voulait pas s'embarasser des questions de supports physiques rendant plausible l'extension des aires dans certaines directions, ou leur limitation. Il raisonnait sur des faits biogéographiques : la liaison entre ces stations avait existé autrefois — c'est une évidence —, même si elle se concevait plus ou moins mal aujourd'hui. Comment s'était-elle produite ? On pouvait comprendre dans une certaine mesure que le biogéographe pur s'en désintéresse, attendant au moins que l'histoire de la Terre et de ses climats ait un jour suffisamment progressé pour que puisse se comprendre avec plus de certitude le comment des répartitions des plantes. Coalescence ancienne et dérive des continents, ponts intercontinentaux, peu importe au biogéographe qui veut n'observer que les faits de répartition des plantes vivantes ou fossiles. Mais l'esprit n'y trouve pas parfaitement son compte.

Aujourd'hui il m'a semblé que CROIZAT était plus attentif aux probabilités et possibilités physiques des communications intercontinentales. Il m'a paru qu'il admettait par exemple l'existence du continent de Gondwana, sans lequel en effet les affinités des flores africaines, asiatiques, malaisiennes et australiennes seraient véritablement incompréhensibles, en dépit des tentatives des explications darwiniennes. Les contacts entre continents Amérique-Europe-Afrique avant l'actuelle séparation lui paraissent inévitables comme fondement des explications biogéographiques de l'Atlantique. Il tient compte de faits récents par exemple comme le dessèchement du Sahara. La théorie wégenérienne de la dérive continentale, redevenant en faveur aujourd'hui avec de nouveaux arguments, lui paraît maintenant assez digne d'attention pour qu'il lui consacre un chapitre dans son livre.

Il a insisté aussi sur l'importance du géosynclinal de la Téthys pour la distribution des plantes. Sa biogéographie d'une façon générale fait état des rapports intimes qu'elle doit avoir avec la géologie.

Puisque CROIZAT dans son livre nous convie à réfléchir je me permets de lui poser encore une question à laquelle nous ne savons répondre. Il écrit très nettement à plusieurs reprises que la mangrove et les plages sont le berceau de l'angiospermie. Pour nous, dans son acception courante, la mangrove est une formation caractéristique des eaux chaudes salées ou saumâtres, commune aux rivages vaseux, aux lagunes et aux estuaires des mers tropicales. Son originalité est grande, floristiquement et physiologiquement, mais sa flore est particulièrement pauvre en espèces qui sont capables de vivre dans ce milieu très spécial, incomparablement plus pauvre que la flore de l'hinterland. On aperçoit mal, dans ces conditions, comment la mangrove pourrait être le milieu ayant initialement contribué essentiellement à la naissance des Angiospermes. Je crois volontiers que le milieu tropical humide, proche de la mer, ait été biologiquement favorable à l'éclosion de formes nouvelles des plantes au jurassique, certainement plutôt que les milieux montagnards comme le croient certains biogéogra-

phes. Mais aussi comment expliquer que des (ou tous les) groupes d'Angiospermes soient issus de l'hémisphère austral, après la glaciation permocarbonifère, c'est-à-dire originaires des régions alors les plus froides de la Terre, et qui en tout cas ne pouvaient pas comporter de secteurs chauds de mangrove susceptibles de leur servir de berceau.

La biogéographie de CROIZAT est évidemment évolutionniste, puisqu'elle lie dans ses explications le développement de la taxogénèse et celui de la formation des aires de répartition, dans le temps et dans l'espace. Elle soulève des problèmes passionnants et on comprend que CROIZAT leur ait consacré une large part de sa pensée scientifique. Cependant s'ils constituent en quelque sorte l'essence noble de la science biogéographique ils ne sont pas toute la biogéographie.

CROIZAT exprime à l'occasion son mépris de la phytogéographie « descriptive », par laquelle les biogéographes découpent la flore d'un pays en secteurs géographiques, régions, domaines, districts, unités hiérarchisées, où chacune est caractérisée par une certaine composition floristique. Cela correspond, lorsque les divisions sont bien établies, à une réalité observable vivante. La considération du nombre des endémiques, celle de leur degré d'importance dans les échelons taxonomiques, et enfin aussi la richesse floristique, entrent en cause dans les découpages. Certains domaines sont en fait des centres de masse, des centres d'évolution mis en lumière par des considérations statistiques relatives à l'ensemble de la flore.

On se relie ainsi naturellement à la biogéographie des aires d'espèces. Souvent ces divisions correspondent à des types différents de formations végétales et évidemment à l'écologie. Dans la Nature l'attention du biologiste est attirée par ce qu'il voit au premier abord : des formations végétales et des milieux dans des paysages, indépendamment des flores qui constituent ces formations. Il est normal qu'il étudie les relations de causes à effets des premières aux seconds et que pour soulager son esprit il se prenne à classer. Tout cela est un travail de biogéographe, qui doit être fait ; il ne concurrence nullement celui, plus difficile certainement, qui consiste à expliquer la répartition des taxons comme le fait CROIZAT.

Les limites graphiques de ces divisions biogéographiques ne peuvent avoir la précision de frontières politiques. CROIZAT par exemple, à propos de la phytogéographie du genre *Cleistanthus* faite par LÉONARD, raille quelque peu parce que l'espèce *C. inondatus* qui, selon LÉONARD, est une espèce « guinéo-congolaise », a été récoltée aussi dans les galeries forestières du nord-est de l'Angola, et qu'en conséquence pénétrant dans une région de savane boisée elle devrait être aussi classée « soudano-zambézienne ». Tous les botanistes africains savent que les galeries forestières sont en pays de savanes, sur les limites forêt-savane, des irradiations de la flore de forêt dense, c'est-à-dire en l'occurrence que *C. inondatus*, espèce habituelle de la forêt guinéo-congolaise pouvant s'avancer dans une galerie forestière au delà de la forêt, se place sans la moindre hésitation dans la région phytogéographique « guinéo-congolaise ».

Tout n'est pas si sot, ni inutile dans la biogéographie dite « orthodoxe », telle qu'elle est aujourd'hui pratiquée par de nombreux botanistes, DARWIN étant exclu de ce débat.

Une autre observation du même genre se présente au sujet de la « mosaïque côtière forêt-savane » de l'Afrique orientale. Faut-il l'incorporer comme un domaine disjoint dans la Région guinéo-congolaise, ou constitue-t-elle une sous-Région d'étendue relativement restreinte mais distincte. En réalité elle est assez mal connue du point de vue floristique. Ses attaches avec l'Afrique occidentale et centrale sont certaines, mais elle compte aussi des genres et espèces endémiques, ses liaisons avec les pays de l'Océan indien sont évidentes. Alors la décision dépend de statistiques qui n'ont pas été faites et, en leur absence, en vue d'une étude synthétique de classification générale, il faut bien prendre partie fût-ce provisoirement. En taxonomie classique, les botanistes hésitent parfois, et cela pendant plusieurs générations, à adopter une position définitive à propos de certaines espèces ou genres. Il en est de même pour toutes les sciences naturelles. En ce qui concerne les aires de répartition des espèces, on peut aussi parfois hésiter et se tromper, étant à la merci de nouvelles stations qui sont découvertes après s'être fait une première opinion.

Il y a tant d'idées, de conseils, de discours sur les méthodes, de rejets percutants, de suggestions, de faits dans le livre de CROIZAT qu'il n'est pas possible de tout signaler dans un compte rendu inévitablement restreint. CROIZAT est trop riche du flux torrentiel de ses réflexions et de ses expériences panbiogéographiques. Pour en profiter — c'est l'intérêt certain de la biogéographie — il faut le lire. C'est possible aujourd'hui pour un botaniste français, puisque son dernier livre est écrit dans notre langue.

Je me contenterai pour donner un aperçu plus détaillé de ce qu'il contient, de citer les titres des principaux chapitres. Je rappelle toutefois qu'il ne s'agit pas d'une biogéographie de l'Afrique, mais de savoir comment ce sujet devrait être traité par les méthodes éprouvées par CROIZAT à l'échelle du Monde sur la vie des végétaux et des animaux (y compris les ancêtres de l'homme).

- La méthode et les résultats de la biogéographie de convention.
- Ce que les bruyères disent aux abeilles sans que le savant l'entende.
- Ericoïdées et Empétracées ou comment l'Afrique fut occupée par les Angiospermes.
- Introduction aux rapports intracontinentaux de l'Afrique :
  - a) La répartition de *Sibthorpia*;
  - b) La répartition de *Cerastium* en Afrique tropicale,
- La répartition des Myricacées.
- Sur la théorie des « filter-bridges ».
- L'origine de l'angiospermie et ses conséquences en Afrique.
- La répartition africaine du genre *Cleistanthus* (Euphorbiacées).

- Les palétuviers et la Biogéographie.
- *Utricularia* et *Aloe* en Afrique.
- Quelques observations sur la répartition africaine des *Utricularia*, subg. *Avesicaria*, Podostémonacées et Hydrostachyacées.
- L'« élément méditerranéen » dans la flore africaine.
- L'Afrique et l'origine de l'homme.
- De l'orthogénèse.
- Des continents flottants.
- Résumés et conclusions.